Développement postembryonnaire du squelette céphalique en relation avec les changements morphologiques externes chez *Labeo parvus* (Ostariophysi, Cyprinidae)

by

Djiman LEDEROUN (1, 2), Elie MONTCHOWUI (1, 3), Philippe LALÈYÈ (1),
Pascal PONCIN (4) & Pierre VANDEWALLE* (2)

RÉSUMÉ. - Le développement postembryonnaire de la morphologie externe et du squelette céphalique chez *Labeo parvus* a été étudié de la fin de l'éclosion à 29 jours (j) post-éclosion. Pendant cette période, la croissance moyenne est de 1,7 mm/jour. La bouche s'ouvre à 18 h et le sac vitellin est résorbé à 36 h. A l'éclosion aucune structure cartilagineuse n'est observée. À 18 h, les trabécules, les plaques paracordales, le plancher des capsules otiques, les cartilages de Meckel, les hyosymplectiques, les cératohyaux et les trois premiers cératobranchiaux sont visibles. À 24 h, les quatrième et cinquième cératobranchiaux sont formés. À 36 h, les capsules otiques, les *taeniae marginales*, la plaque ethmoïdienne, les palatocarrés, les hypohyaux, le basibranchial, les 4 paires d'hypobranchiaux et la ceinture scapulaire se mettent en place. Entre 36 h et 4 j, le chondocrâne se développe. À 10 j, toutes les structures importantes sont formées et le chondocrâne entre en régression. Les premières structures osseuses comme les operculaires, les mâchoires pharyngiennes et leurs dents apparaissent à 4 j. Les operculaires sont bien développés à 6 j et la larve est capable déjà de créer un courant d'eau d'avant en arrière. À 8 j, la mandibule, les prémaxillaires, les maxillaires et une paire de rayons branchiostèges apparaissent. À 10 j, le parasphénoïde et le basioccipital apparaissent pour former le plancher de la boîte crânienne et empêcher tout impact de prise de nourriture exogène sur la base du cerveau. De 14 à 29 j, de nouvelles structures osseuses apparaissent et rendent la boîte crânienne plus performante.

ABSTRACT. - Postembryonic development of the cephalic skeleton in relation to external morphological changes in *Labeo parvus* (Ostariophysi, Cyprinidae).

Postembryonic development of the external morphology and the cephalic skeleton in *Labeo parvus* has been studied from hatching up to 29 days post-hatching. The specimens were obtained from a single artificial reproduction achieved in October 2007 at the fish farming station of the Laboratory of Hydrobiology and Aquaculture (LHA) of the University of Abomey-Calavi (UAC) in Benin. After being trypsin-fixed, larvae and fry were cleared and stained with Alcian blue and alizarin Red S. Study of the external morphology revealed that average growth of *L. parvus* is 1.7 mm per day from hatching to 29 days post-hatching. The mouth opens at 18 h and the yolk sac is completely reduced at 36 h. At hatching, the larva does not show any cartilaginous structure. At 18 h, the trabeculae, the parachordales plates, the wall of otic capsules, Meckel's cartilages, the hyosymplectics, the ceratohyals and the three first ceratobranchials are visible. At 24 h, the fourth and the fifth ceratobranchials are formed. At 36 h, the otic capsules, the *taeniae marginales,* the ethmoid plate, the palatoquadrates, the hypohyals, the basibranchials, the four first pairs of hypobranchials and the scapular girdle are already in place. Between 36 h and 4 days, the chondrocranium grows. The suspensorium is already articulating with the neurocranium and the hyoid bar is suspended to the hyosymplectic. At 10 days, all the important structures are formed and the chondrocranium regresses. The first bony structures, i.e. the operculars, the jaws and the pharyngeal teeth appear at 4 days. The opercular is well developed at 6 days and the larva is already able to create a water current from front to back. At 8 days, the mandible, the premaxillaries and the maxillaries as well as a pair of branchiostegal rays appears. At 10 days, the parasphenoid and the basioccipital appear to form the floor of the braincase and preventing any impact of intaken exogenous food on the base of the brain. From 14 to 29 days, new bony structures appear and render the braincase more efficient.

Key words. - Cyprinidae - *Labeo parvus* - Postembryonic cephalic development - Morphology.

Labeo parvus est un cyprinidé rencontré dans de nombreux bassins côtiers d'Afrique de l'Ouest (Paugy *et al.*, 2003). Au Bénin, l'espèce joue un rôle important dans la pêche de subsistance dans le bassin du fleuve Ouémé. Pendant les crues, *L. parvus* représente plus de 50% des captures des pêcheurs, surtout au nord du bassin (Montchowui *et al.*,

(1) Laboratoire d'hydrobiologie et d'aquaculture, Faculté des sciences agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, 01BP526 Cotonou, Bénin. [ldjiman@yahoo.fr], [laleyeph@yahoo.fr]
(2) Laboratoire de morphologie fonctionnelle et évolutive, Université de Liège, Institut de chimie B6, Sart Tilman, B-4000 Liège, Belgique.
(3) École nationale supérieure des sciences et techniques agronomiques de Kétou, Université d'Abomey-Calavi, BP95 Cotonou, Bénin. [e.montchowui@yahoo.fr]
(4) Unité de biologie du comportement, Université de Liège, 22 quai Van Beneden, 4020 Liège, Belgique. [p.poncin@ulg.ac.be]
* Corresponding author [p.vandewalle@ulg.ac.be]

2007). L'intensification croissante de l'exploitation de cette espèce par des populations locales en augmentation permanente fait planer un risque majeur d'effondrement démographique. En effet, les données disponibles sur *L. parvus* montrent qu'il est particulièrement vulnérable à la surexploitation et aux changements des conditions environnementales (Montchowui *et al*., 2007). Face à cette menace, il est urgent de prendre des mesures adéquates pour une gestion rationnelle et durable. C'est dans ce contexte qu'ont été entreprises, depuis cinq ans au Bénin, des études pluridisciplinaires sur des aspects bio-écologique (Montchowui *et al*., 2007 ; 2008a ; 2009 ; Montchowui, 2009), comportemental (Montchowui *et al*., 2011) et zootechnique (Montchowui *et al*., 2008b) en vue de son introduction en pisciculture pour répondre à la régression des populations naturelles en raison de la surexploitation halieutique et de l'impact des dégradations environnementales. Mais à l'heure actuelle, les informations relatives aux développements squelettique et morphologique externe de l'espèce n'existent pas. Or, une analyse profonde du développement post embryonnaire du squelette céphalique pourrait contribuer à comprendre la relation qui existe entre le développement des structures et les fonctions vitales telles que la respiration et la nutrition (Osse, 1969; Surlemont et Vandewalle, 1991) et, au même moment, faciliter en pisciculture une distribution adéquate de l'aliment en relation avec le statut de développement des larves.

Ces informations sont également utiles pour évaluer les éventuelles anomalies dans le développement de l'espèce en captivité (Fraser *et al*., 2004 ; Kacem *et al*., 2004 ; Verhaegen *et al*., 2007). L'objectif de cette étude est d'établir la chronologie du développement du squelette de la tête de *L. parvus,* depuis la fin de l'éclosion jusqu'à 29 j.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les larves et alevins de *L. parvus* utilisés au cours de cette étude sont issus d'une reproduction artificielle réalisée en octobre 2007 à la station piscicole de l'Unité de formation et de recherche en pisciculture (UFRP) du Laboratoire d'hydrobiologie et d'aquaculture (LHA) de l'université d'Abomey-Calavi au Bénin (Montchowui *et al*., 2008a).

Les larves ont été nourries a satiété les sept premiers jours avec du zooplancton (nauplii de rotifères et copépodes essentiellement) produit dans des bassins piscicoles de l'UFRP puis avec des nauplii d'*Artemia* les sept jours sui-

Tableau I. - Développement morphologique externe de *Labeo parvus,* de l'éclosion jusqu'à 29 j. *[External morphological development of* L. parvus, *from hatching up to day 29.]*

Âge	Taille (mm)	Caractères morphologiques
Éclosion (Fig. 1A)	3,4 ± 0,1	Larve transparente pourvue d'un sac vitellin énorme ; tête globuleuse ; nageoire caudale protocerque ; notochorde bien visible.
4 h (Fig. 1B)	3,7 ± 0,2	Apparition des ébauches oculaires et des replis natatoires cutanés; sac vitellin toujours énorme ; notochorde bien visible sur une larve totalement transparente.
8 h	3,9 ± 0,2	Ébauches oculaires plus développées ; larve transparente ; notochorde bien visible.
12 h (Fig. 1C)	4,0 ± 0,2	Larve toujours transparente avec notochorde bien visible ; nageoire caudale toujours protocerque et bien développée ; les réserves vitellines se réduisent.
18 h	4,0 ± 0,1	Ouverture de la bouche ; yeux pigmentés ; réduction considérable du sac vitellin.
24 h (Fig. 1D)	4,2 ± 0,2	Apparition des nageoires pectorales sous forme de bourgeon ; la réduction du sac vitellin continue.
36 h	4,2 ± 0,3	Nageoires pectorales développées et bien visibles ; le sac vitellin est complètement absorbé.
2 j	4,6 ± 0,1	Apparition de quelques mélanophores sur la tête.
3 j	4,6 ± 0,1	Larve identique à celle décrite à 2 j.
4 j	4,8 ± 0,2	Opercule bien visible ; pigmentation plus développée au niveau de la tête.
6 j (Fig. 1E)	4,9 ± 0,1	Pédoncule caudal avec quelques mélanophores. Apparition d'une ébauche de la nageoire dorsale.
8 j	5,2 ± 0,3	Pigmentation recouvrant toute la face dorsale ; la nageoire caudale devient hétérocerque.
10 j (Fig. 1F)	5,6 ± 0,2	Nageoire caudale avec quelques mélanophores ; nageoires dorsale et anale existent sous forme de bourgeon.
14 j (Fig. 1G)	8,3 ± 1,7	La nageoire caudale devient homocerque; nageoires dorsale et anale bien développées; pigmentation recouvrant tout le corps ; pédoncule caudal bien visible.
19 j (Fig. 1H)	13,7 ± 2,2	Pigmentation plus forte ; la larve se transforme en un juvénile qui possède les caractéristiques morphologiques de l'adulte.
24 j	40,2 ± 2,0	Morphologie comparable à celle des alevins de 19 j.
29 j	53,0± 4,0	Morphologie comparable à celle des alevins de 19 j.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Morphologie externe

BC : bouche ; E.O : ébauche oculaire ; FF : repli natatoire cutané ; L.O : limite postérieure de l'opercule ; MP : mélanophore ; N.A : nageoire anale ; NC : notochorde ; N.CD : nageoire caudale ; N.D : nageoire dorsale ; N.V : nageoire ventrale ; O : œil ; P.C : pédoncule caudal ; S.V : sac vitellin.

Squelette céphalique

AN : angulaire ; BBR : basibranchial ; BH : basihyal ; BOC : basioccipital ; BR.R : rayons branchiostèges ; CBR : cératobranchial ; CH : cératohyal ; C.S = S.C : ceinture scapulaire ; DENT : dentaire ; D.P : dent pharyngienne ; EB : pont épiphysaire ; EBR : épibranchial ; ECTP : ectoptérygoïde ; ENTP : entoptérygoïde ; ETHM.PL : plaque ethmoïdienne ; EXOC : exoccipital ; F : frontal ; HBR : hypobranchial ; HH : hypohyal ; HM : hyomandibulaire ; HSY : hyosymplectique ; IH : interhyal ; IO : interoperculaire ; LA : lacrymal ; L.ETHM : ethmoïde latéral ; MAX : maxillaire ; M.CA : cartilage de Meckel ; MD : mandibule ; METHM : mésethmoïde ; MP : mâchoire pharyngienne ; NA : nasal ; O : operculaire ; ON : *lamina orbitonasalis* ; ORSPH : orbitosphénoïde ; OT : otolithe ; OT. CAP : capsule otique ; PA : pariétal ; PAL.Q : palatocarré ; PASPH : parasphénoïde ; PBR : pharyngobranchial ; PC : plaque paracordale ; PL.OC : *pila occipitalis ;* PLSPH : pleurosphénoïde ; PMAX : prémaxillaire ; PO : préoperculaire ; PTOT : prootique ; PT.PR : processus ptérygoïdien ; ; PVO : prévomer ; Q : carré ; RA : rétroarticulaire ; RO : kinethmoïde ; S.C : ceinture scapulaire ; SO : sous-operculaire ; SOC : supraoccipital ; TC.P : *tectum posterius ;* TM : *taenia marginalis ;* TR : trabécule ; UH : urohyal.

LIST OF ABBREVIATIONS

External morphology

BC : mouth; E.O : eye anlage; FF : finfold; L.O : posterior opercular limit; MP : melanophore; N.A : anal fin; NC : notochord; N.CD : caudal fin; N.D : dorsal fin; N.V : ventral fin; O : Eye; P.C : caudal peduncle; S.V : yolk

Cephalic skeleton

AN: angular; BBR: basibranchial; BH: basihyal; BOC: basioccipital; BR.R: branchiostegal rays; CBR: ceratobranchial; CH: ceratohyal; C.S = S.C: scapular girdle; DENT: dentary; D.P: pharyngeal tooth; EB: epiphysial bridge; EBR: epibranchial; ECTP: ectopterygoid; ENTP: entopterygoid; ETHM.PL: ethmoid plate; EXOC: exoccipital; F: frontal; HBR: hypobranchial; HH: hypohyal; HM: hyomandibular; HSY: hyosymplectic; IH: interhyal; IO: interopercular; LA: lacrymal; L.ETHM: lateral ethmoid; MAX: maxillary; M.CA: Meckel's cartilage; MD: mandible; METHM: median ethmoid; MP: pharyngeal jaw; NA: nasal; O: opercular; ON: *lamina orbitonasalis*; ORSPH: orbito-sphenoid; OT: otolith; OT. CAP: otic capsule; PA: parietal; PAL.Q: palatoquadrate; PASPH: parasphenoid; PBR: pharyngobranchial; PC: parachordal plate; PL.OC: *pila occipitalis*; PLSPH: pleurosphenoid; PMAX: premaxillary; PO: preopercular; PTOT: prootic; PT.PR: pterygoid process; PVO: prevomer; Q: quadrate; RA: retroarticular; RO: kinethmoïd; SO: subopercular; SOC: supraoccipital; TC.P: *tectum posterius*; TM: *taenia marginalis*; TR: trabecula; UH: urohyal

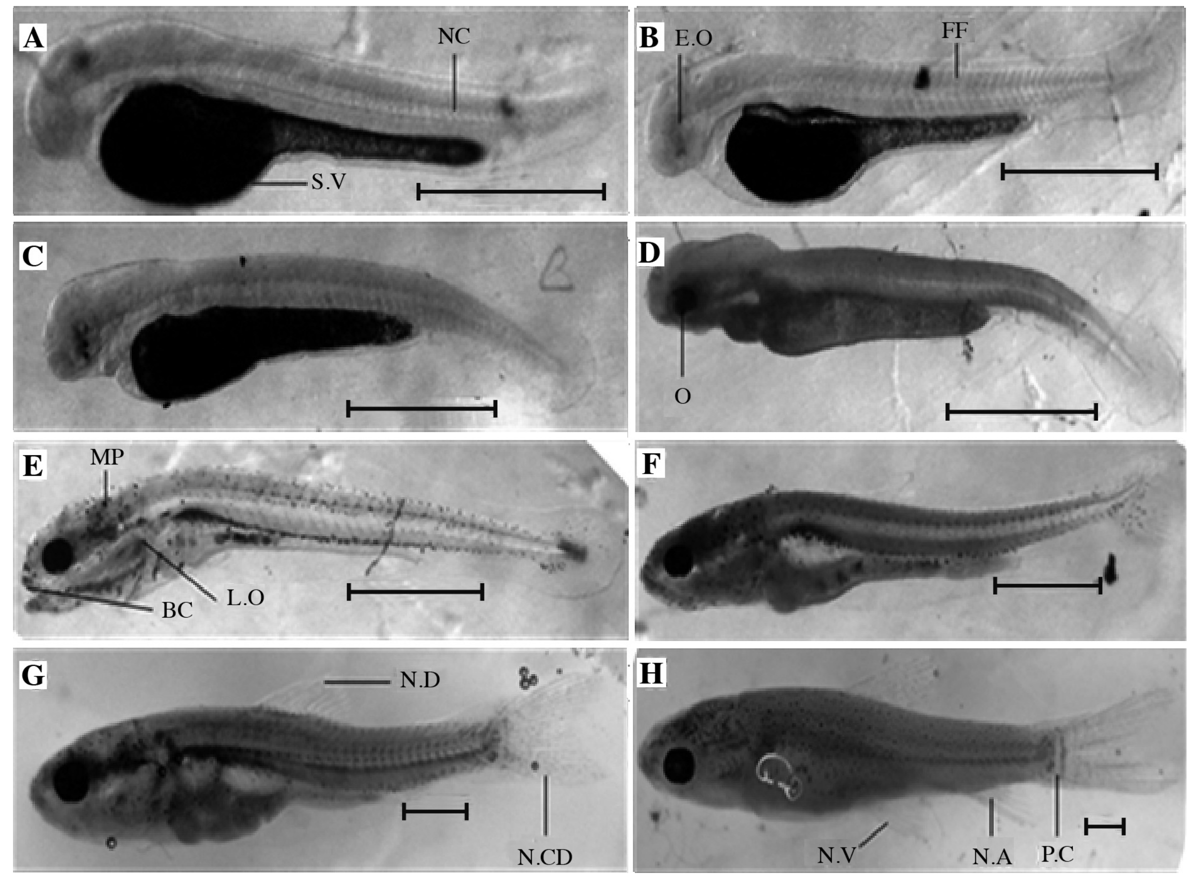


Figure 1. - Vue latérale de *Labeo parvus*. **A** : Éclosion ; **B** : Larve, 4 h après l'éclosion ; **C** : Larve de 12 h ; **D** : Larve de 24 h ; **E** : Larve de 6 j ; **F** : Alevin de 10 j ; **G** : Alevin de 14 j ; **H** : Alevin âgé de 19 j. Échelles = 1 mm. *[Lateral view of* L. parvus. ***A****: Hatching;* ***B****: 4-h-old larva;* ***C****: 12-h-old larva;* ***D****: 24-h-old larva;* ***E****: 6-day-old-fry;* ***F****: 10-day-old fry;* ***G****: 14-day-old fry;* ***H****: 19-day-old fry. Scale bars = 1 mm*].

vants. Elles ont été sevrées à partir du 15e jour et ceci pendant 4 jours avec des granulés de la marque Nippai. La fréquence de nourrissage était de 6 fois par jour (8 h à 18 h à intervalle de 2 h). Les valeurs moyennes de température de l'eau, du pH, de l'oxygène dissous et des nitrites au cours de l'élevage ont été respectivement de 26,8 ± 0,9°C ; 7,0 ± 0,3 ; 6,7 ± 0,3 et 0,04 mg/l ± 0,01.

Trente individus ont été prélevés au hasard par échantillon. Les périodes d'échantillonnage ont été les suivantes : fin de l'éclosion, 4 h, 8 h, 12 h, 18 h, 24 h, 36 h, 2 j, 3 j, 4 j, 5 j, 6 j, 8 j, 10 j, 14 j. A partir de 14 j, le prélèvement a été espacé de 5 j jusqu'à 29 j. Les poissons échantillonnés ont été fixés dans du formol à 10% et transférés 4 jours après dans une solution d'alcool éthylique 50% pour l'examen de la morphologie et la coloration du squelette céphalique.

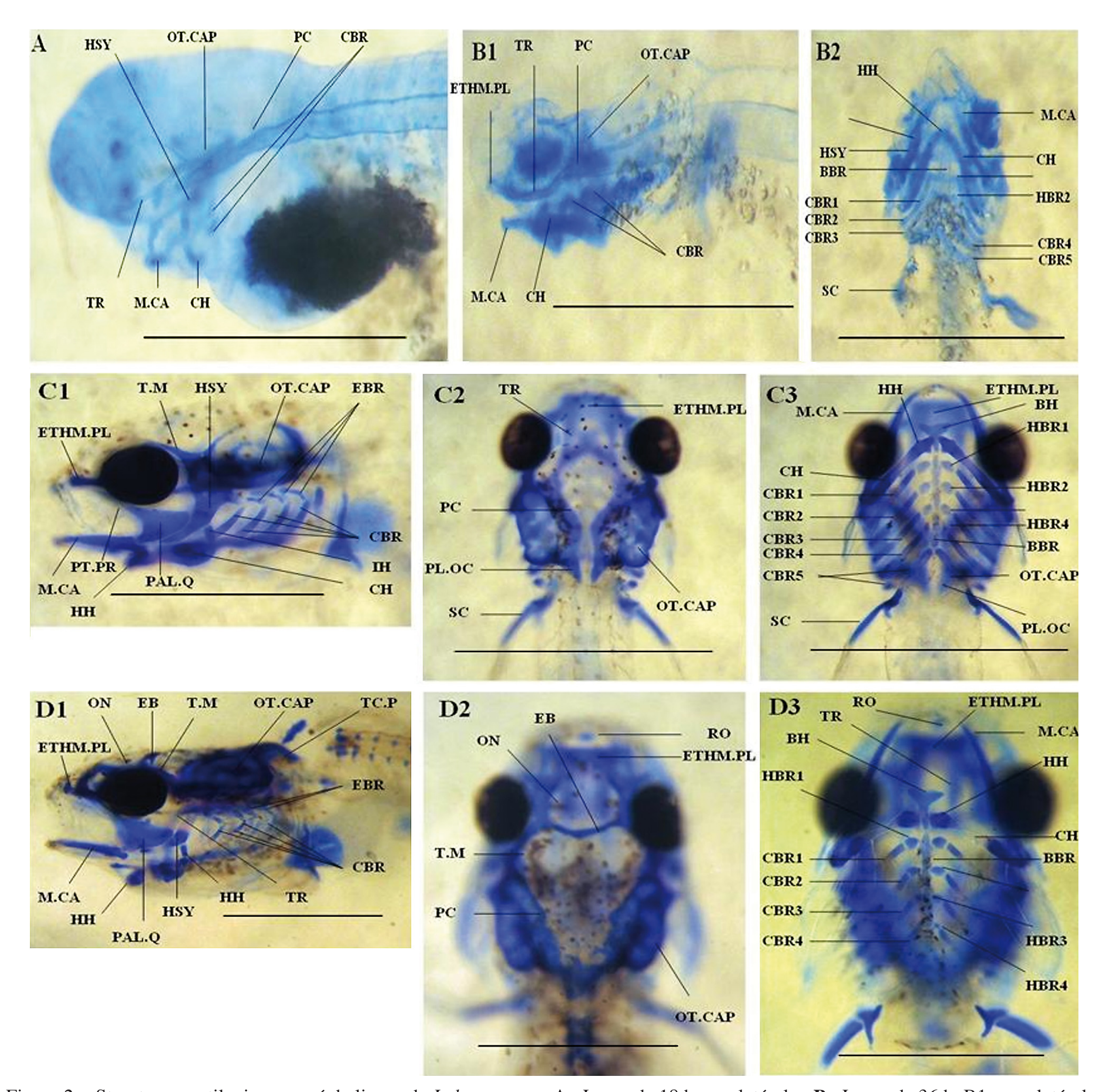


Figure 2. - Structures cartilagineuses céphaliques de *Labeo parvus*. **A** : Larve de 18 h, vue latérale ; **B** : Larve de 36 h, B1 : vue latérale, B2 : vue ventrale ; **C** : Larve de 8 j, C1 : vue latérale, C2 : vue dorsale, C3 : vue ventrale ; **D** : Alevin de 14 j, D1 : vue ventrale, D2 : vue dorsale, D3 : vue ventrale. Échelles = 1 mm. *[Cephalic cartilaginous structures of* L. parvus. *A: 18-h-old larva, lateral view;* ***B****: 36-h-old larva, B1: lateral view, B2: ventral view;* ***C****: 8-day-old larva, C1: lateral view, C2: dorsal view, C3: ventral view;* ***D****: 14-day-old fry, D1: ventral view, D2: dorsal view, D3: ventral view. Scale bars = 1 mm.]*

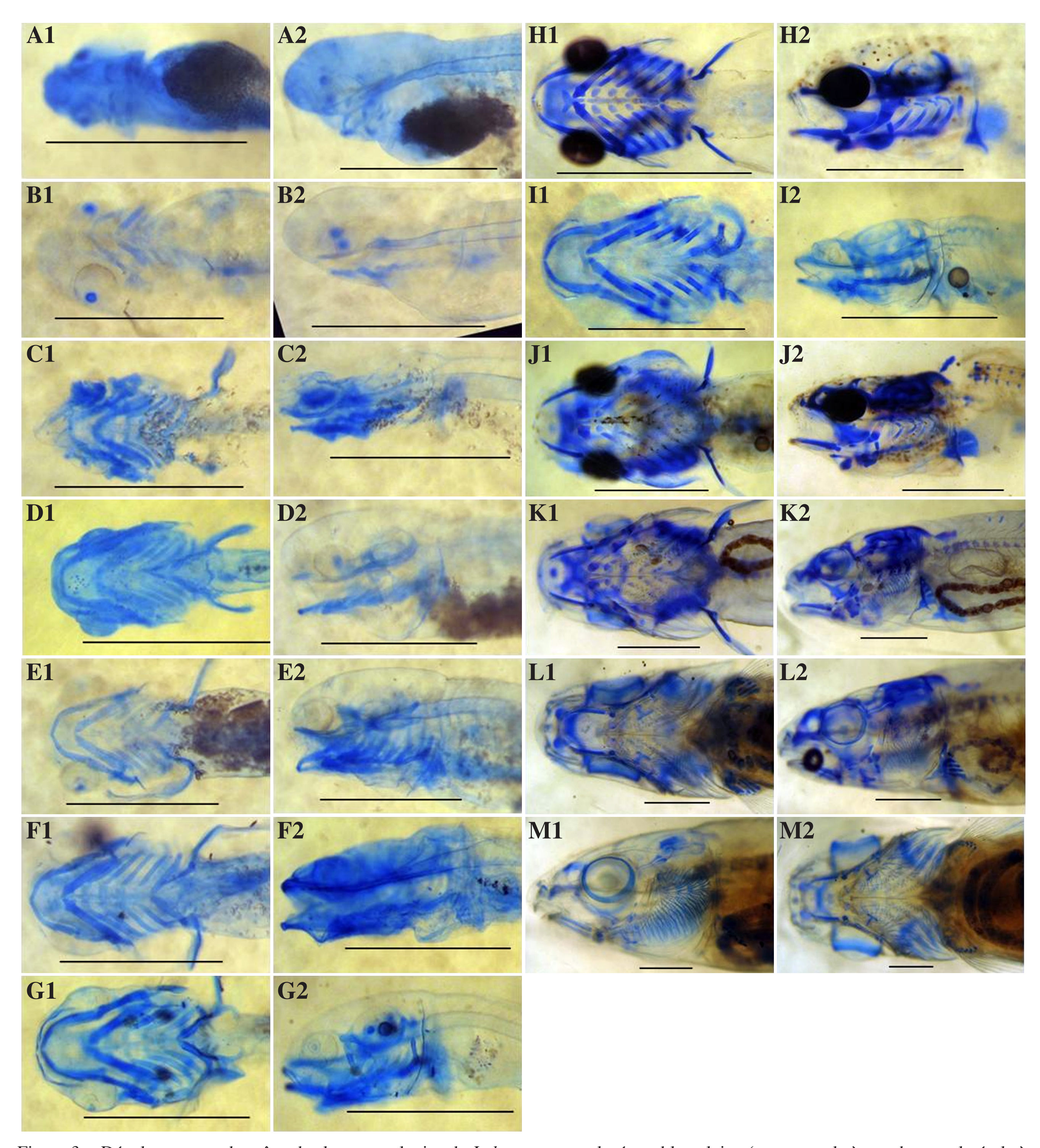


Figure 3. - Développement du crâne des larves et alevins de *Labeo parvus* colorés au bleu alcian (vue ventrale à gauche, vue latérale à droite). **A** : 18 h ; **B** : 24 h ; **C** : 36 h ; **D** : 2 j ; **E** : 3 j ; **F** : 4 j ; **G** : 6 j ; **H** : 8 j ; **I** : 10 j ; **J** : 14 j ; **K** : 19 j ; **L** : 24 j ; **M** : 29 j. Échelles = 1 mm. [*Development of the skull of larvae and fry of* L. parvus *colored with Alcian blue (ventral view on the left, lateral view on the right). **A**: 18 h; **B**: 24 h; **C**: 36 h; **D**: 2 d; **E**: 3 d; **F**: 4 d; **G**: 6 d; **H**: 8 d; **I**: 10 d; **D**: 14 d; **K**: 19 d; **L**: 24 d; **M**: 29 d. Scale bars = 1 mm.*]

Pour l'examen de la morphologie externe, les différents stades ont été déterminés par des caractères morphologiques susceptibles d'être pris en compte au cours de la croissance : pigmentation des yeux, résorption du sac vitellin, apparition des différentes nageoires et pigmentations sur le corps. La longueur totale a été calculée à partir d'un échantillon de 10

individus par stade. Pour ce faire, les poissons ont été photographiés à l'aide d'un appareil photo numérique (Canon PowerShot S50) monté sur une loupe binoculaire Wild M10. Le logiciel Vista Metrix a été utilisé pour la mesure de la longueur totale de chaque individu. Les larves ont été colorées au bleu alcian et à l'alizarine Red S pour mettre en évidence les structures cartilagineuses et osseuses, respectivement (Taylor et van Dyke, 1985). Ces colorations ont été faites sur des spécimens différents (Vandewalle *et al.,* 1998). Après coloration, les poissons ont été examinés à l'aide d'une loupe binoculaire Wild M10 couplée à une chambre claire.

RÉSULTATS

Traits morphologiques externes

Le tableau I présente les différents caractères morphologiques externes observés au cours du développement de *L. parvus,* de l'éclosion à 29 j. Les photos de la figure 1 illustrent quelques étapes de ce développement morphologique. La croissance moyenne de la fin de l'éclosion à 29 j a été de 1,7 mm par jour. La bouche s'ouvre dès 18 h et le sac vitellin est résorbé en 36 h. Au cours de cette période, les poissons ont atteint une longueur totale (LT) d'environ 4,2 mm. Chez *L. parvus*, la pigmentation des yeux apparaît à 18 h. A partir de 24 h, les nageoires pectorales sont présentes sous forme de bourgeons. Elles sont bien visibles sur tous les spécimens examinés à 36 h. Les premiers mélanophores, localisés au niveau de la tête, sont visibles à 2 j. Les nageoires anale et dorsale sont à peine visibles à 10 j mais elles sont bien développées à 14 j. A partir de cet âge, les individus peuvent être considérés comme des alevins. Ils vont croître plus pour atteindre 53 mm LT à 29 j (Tab. I). De la fin de éclosion à 5 j, la nageoire caudale est protocerque. Elle prend une allure hétérocerque entre 6 et 10 j et devient complètement homocerque à 14 j. Dès l'âge de 19 j, la plupart des spécimens possèdent déjà les caractéristiques du poisson adulte.

Apparition, développement et réduction des structures céphaliques cartilagineuses

Éclosion – 12 h

Aucune structure cartilagineuse n'est visible. La seule structure de soutien est la notochorde.

18 h (Figs 2A, 3A)

Les trabécules, les plaques paracordales et le plancher des capsules otiques sont visibles au niveau du neurocrâne. Les cartilages de Meckel, les hyosymplectiques, les cératohyaux et les trois premiers cératobranchiaux composent le splanchnocrâne.

24 h (Fig. 3B)

Les quatrième et cinquième cératobranchiaux sont formés.

36 h (Figs 2B, 3C)

Les parois des capsules otiques et les *taeniae marginales* sont apparues au niveau du neurocrâne. Les barres trabéculaires se joignent en avant pour former la plaque ethmoïdienne. Le splanchnocrâne se renforce avec l'apparition des palatocarrés au niveau de l'arc mandibulaire, des hypohyaux au niveau de l'arc hyoïdien, du basibranchial et des 4 paires d'hypobranchiaux au niveau de la corbeille branchiale. Les cleithra sont déjà en place mais la ceinture pectorale est peu développée. De 2 j à 4 j, toutes ces structures prennent de l'importance (Fig. 3D-F).

6 j (Fig. 3G)

Les cartilages de Meckel se sont redressés. Les processus ptérygoïdes qui font la jonction entre les palatocarrés et les trabécules, sont visibles. Des traces bleutées peu distinctes sont également visibles à l'emplacement des épibranchiaux.

8 j (Figs 2C, 3H)

La plaque ethmoïdienne est devenue massive, les capsules otiques ainsi que les *taeniae marginales* sont plus développées. Les épibranchiaux 1, 2, 3 et 4 sont bien colorés. La forme des cartilages de Meckel qui est amorcée à 6 j s'accentue et à l'arrière s'y creuse une fossette dans laquelle viennent s'articuler les palatocarrés. Les interhyaux sont apparus entre les hyosymplectiques et les cératohyaux.

10 j (Fig. 3I)

La boîte crânienne est déjà fermée dorsalement par le *tectum posterius*. Le basibranchial, les hypobranchiaux et les cératobranchiaux se sont réduits, ce qui correspond à leur ossification partielle (voir ossifications à 10 j).

14 j (Figs 2D, 3J)

Le *tectum posterius* se développe. Le pont épiphysaire reliant les deux *taeniae marginales* et les *lamina orbitonasalis* sont visibles. Les barres trabéculaires ont régressé, premier signe de régression au niveau du neurocrâne. Au niveau du splanchnocrâne, le 5e épibranchial est apparu et dans le même temps, les cartilages de Meckel et les hyosymplectiques se réduisent.

19 j (Fig. 3K)

Le chondocrâne est arrivé à un stade de développement maximal et a entamé nettement sa réduction (remplacement progressif par des ossifications). Les commissures sphénoseptales sont apparues. Les barres trabéculaires ont disparu. Les *taeniae marginales* et les capsules otiques montrent des signes de transparence ; on ne peut cependant pas encore

parler de réduction proprement dite. La partie inférieure des palatocarrés a pratiquement disparu laissant une petite pièce cartilagineuse au niveau de l'articulation avec les cartilages de Meckel. On note également la disparition de la partie médiane des hyosymplectiques qui laisse de part et d'autre des îlots cartilagineux. Leur partie inférieure reste encore cartilagineuse. Les cératobranchiaux ne sont plus visibles.

24 j (Fig. 3L)

De petites zones de réduction sont apparues au sein des *laminae orbitonasalis*, des *taeniae marginales* et du pont épiphysaire. Les épibranchiaux ont disparu. La barre hyoïdienne présente, de part et d'autre, des zones de régressions.

29 j (Fig. 3M)

On note un morcellement du chondocrâne et les différentes structures sont réduites aux zones d'articulations. Les *taeniae marginales* sont réduits en deux fines bandes cartilagineuses. Le pont épiphysaire et la *lamina orbitonasalis* ne sont plus visibles. Le *tectum posterius* est à peine visible. Les capsules otiques sont fortement réduites. Les cartilages de Meckel sont réduits en une bande longitudinale fine et leur articulation avec les palatocarrés ne sont plus visibles. Il ne reste des hyosymplectiques que deux zones cartilagineuses : une petite pièce dans la zone supérieure et une pièce plus grosse dans la partie inférieure où s'articulent les interhyaux. Les processus ptérygoïdes ne présentent qu'une petite pièce cartilagineuse au niveau de leur articulation avec la plaque ethmoïde. Les cératohyaux ont complètement disparu et les hypohyaux ne sont plus qu'une petite pièce cartilagineuse.

Apparition et développement des structures céphaliques osseuses

Éclosion – 3 j

Aucune structure osseuse n'est visible.

4 j (Figs 4A, 5A)

On observe un début d'ossification des operculaires et des deux ceintures scapulaires. De petites dents soutenues par une fine plaque osseuse (mâchoire pharyngienne) sont également visibles.

6 j (Fig. 5C)

De nouvelles dents apparaissent. Elles sont bien colorées et soutenues par une mâchoire pharyngienne bien développée. Les operculaires et les cleithra (ceintures scapulaires) se développent.

8 j (Fig. 5C)

Les dentaires, les prémaxillaires et les maxillaires sont présents. Une paire de rayons branchiostèges est visible au niveau de l'arc hyoïdien. Les dents pharyngiennes sont encore plus développées.

10 j (Figs 4B, 5D)

Le basioccipital, les exoccipitaux et le parasphénoïde sont partiellement calcifiés. Les carrés et les rétroarticulaires sont apparus au niveau de l'arc mandibulaire. Les cératohyaux (partiellement ossifiés), les hyomandibulaires et les symplectiques, issus des hyosymplectiques cartilagineux, ainsi qu'une seconde paire de rayons branchiostèges sont apparus au niveau de l'arc hyoïdien. Les arcs branchiaux sont représentés par les cératobranchiaux qui sont en début d'ossification. De nouvelles dents sont apparues au niveau des mâchoires pharyngiennes et leurs plaques de soutien se sont épaissies. Les cleithra sont déjà articulés au neurocrâne.

14 j (Figs 4C, 5E)

Le basioccipital et le parasphénoïde ont pris de l'importance. Les entoptérygoïdes sont en début d'ossification. Les angulaires viennent compléter la série d'os existante au niveau de l'arc mandibulaire. L'arc hyoïdien s'est renforcé avec l'apparition des hypohyaux, de l'urohyal et de la troisième paire de rayons branchiostèges. Les cératohyaux partiellement calcifiés à 10 j sont bien colorés. Les operculaires ont pris de l'importance ; juste en avant d'eux sont apparus les préoperculaires mais leur ossification est encore incomplète.

19 j (Figs 4D, 5F)

De nombreux changements surviennent tant au niveau du neurocrâne qu'au niveau du splanchnocrâne. Au niveau du neurocrâne, le prévomer impair est présent sous la forme d'une bande au dessus du parasphénoïde. Le mésethmoïde, les ethmoïdes latéraux les nasaux et les lacrymaux sont visibles dans la région ethmoïdienne. Les frontaux, les orbitosphénoïdes et les pleurosphénoïdes sont apparus dans la région orbito-temporale. Le supraoccipital et les pariétaux complètent le basioccipital et les exoccipitaux dans la région occipitale. Dans la région otique, les prootiques sont bien colorés. Au niveau du splanchnocrâne, les ectoptérygoïdes et les hypobranchiaux sont apparus. La mandibule devient massive, l'urohyal est nettement visible, les carrés et les symplectiques sont plus calcifiés et entrent maintenant en relation. Les operculaires se sont étendus en hauteur et les préoperculaires sont totalement calcifiés. Les cératobranchiaux sont fortement colorés ainsi que les hypohyaux, les cératohyaux et les trois paires de rayons branchiostèges.

24 j (Figs 4E, 5G)

Le vomer se développe et rejoint l'extrémité antérieure du parasphénoïde. Les orbitosphénoïdes et les pleurosphénoïdes ont pris de l'importance. Les frontaux et les pariétaux recouvrent le sommet du crâne. Les zones de calcification du mésethmoïde se développent et s'étendent jusqu'aux

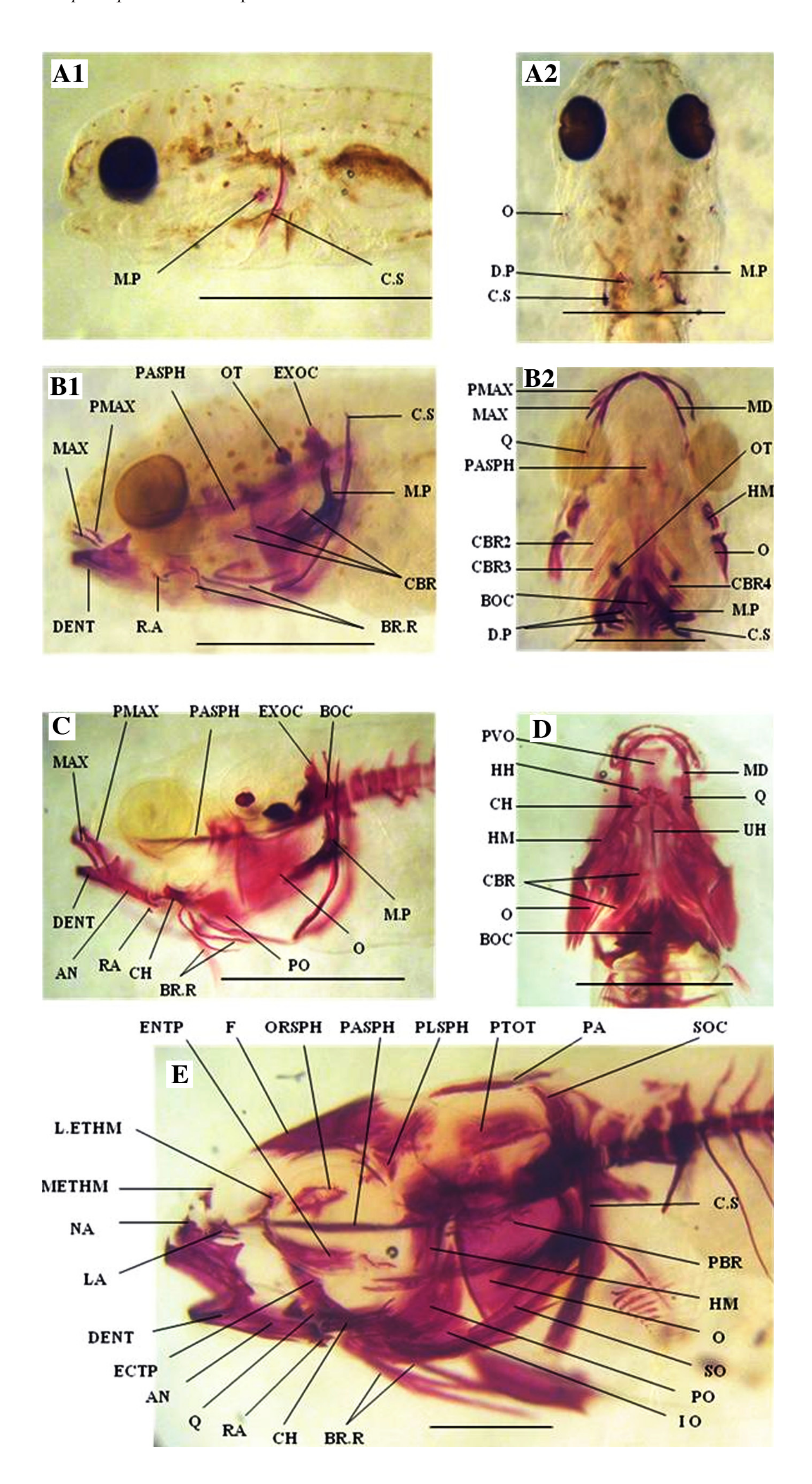


Figure 4. - Structures osseuses de *Labeo parvus*. **A** : Larve de 4 j, A1 : vue latérale, A2 : vue ventrale ; **B** : Larve de 10 j , B1 : vue latérale, B2 : vue ventrale ; **C** : Alevin de 14 j, vue latérale ; **D** : Alevin âgé de 19 j, vue ventrale ; **E** : Alevin de 24 j, vue latérale. Échelle = 1 mm. *[Osseous structures of* L. parvus. ***A****: 4-day-old larva, A1: lateral view, A2: ventral view;* ***B****: 10-day-old larva, B1: lateral view, B2: ventral view;* ***C****: 14-day-old fry, lateral view;* ***D****: 19-day-old fry, ventral view;* ***E****: 24-day-old fry, lateral view. Scale bars = 1 mm.]*

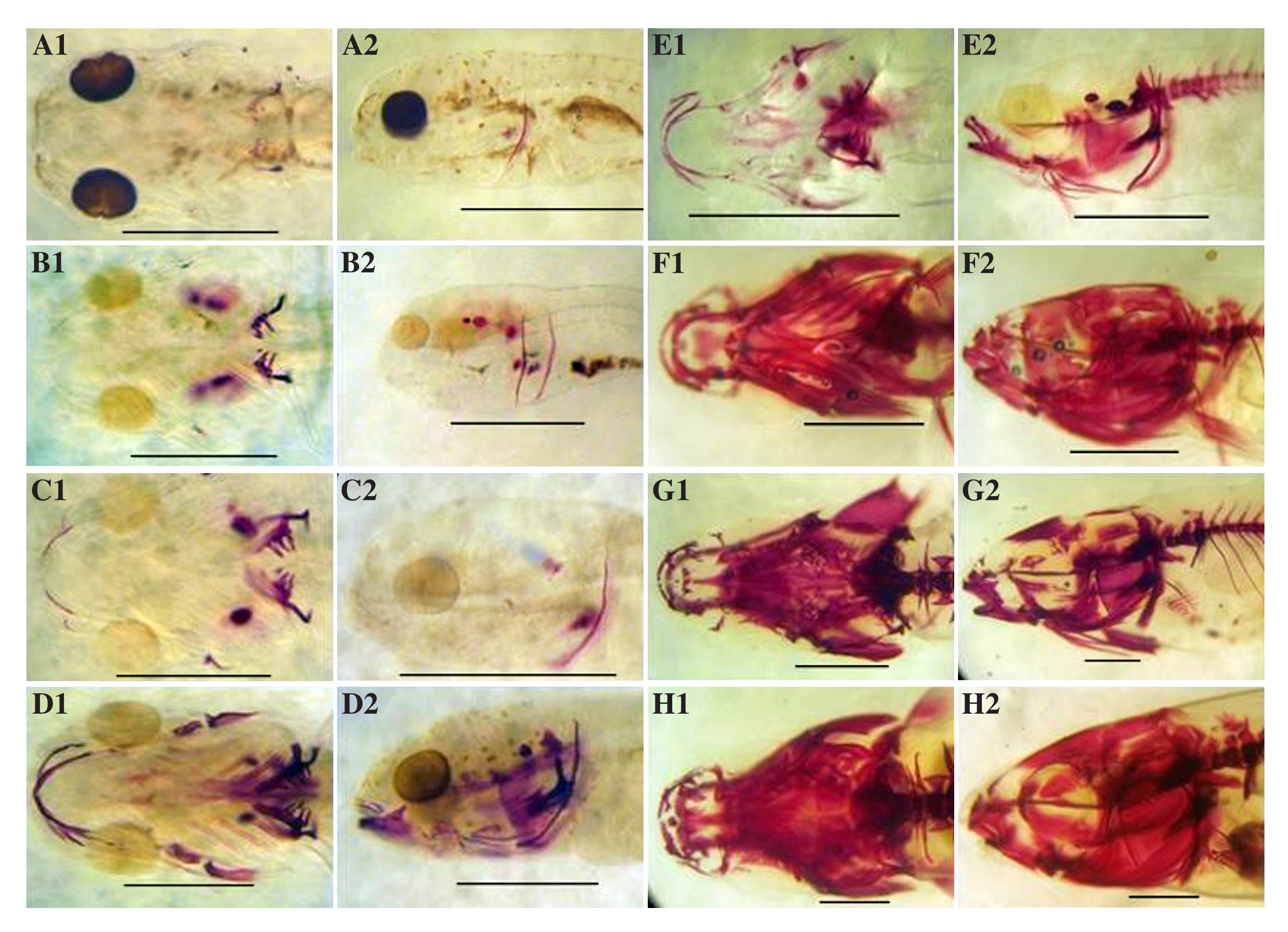


Figure 5. - Développement du crâne des larves et alevins de *Labeo parvus* colorés à l'alizarine (vue ventrale à gauche, vue latérale à droite). **A** : 4 j ; **B** : 6 j ; **C** : 8 j ; **D** : 10 j ; **E** : 14 j ; **F** : 19 j ; **G** : 24 j ; **H** : 29 j. Échelles = 1 mm. *[Development of the skull of larvae and fry of* L. parvus *colored with alizarin (ventral view on the left, lateral view on the right). **A**: 4 d; **B**: 6 d; **C**: 8 d; **D**: 10 d; **E**: 14 d; **F**: 19 d; **G**: 24 d; **H**: 29 d. Scale bars = 1 mm.]*

frontaux en arrière. Au niveau du suspensorium, les ectoptérygoïdes faiblement colorés à 19 j sont totalement calcifiés. En dessous des operculaires sont apparus les sous-operculaires et devant, les interoperculaires. Les pharyngobranchiaux sont bien visibles.

29 j (Fig. 5H)

Les épibranchiaux 1, 2, 3 et 4 sont visibles et bien calcifiés.

DISCUSSION

Il n'est pas souvent facile de comparer le développement du squelette céphalique chez les téléostéens. D'abord à l'éclosion, des différences morphologiques importantes existent et la vitesse de développement diffère selon les espèces et les conditions d'élevage. La définition des stades de développement vient d'être standardisée. Enfin, peu d'études couvrent tous les événements depuis l'éclosion (De Beer, 1937 ; Pashine et Marathe, 1977 ; Elman et Balon, 1980 ; Jollie, 1984 ; Surlemont et Vandewalle, 1991 ; Vandewalle *et al*., 1995 ; Wagemans *et al*., 1998 ; Adriaens et Verraes, 1998).

À l'éclosion, aucun élément squelettique cartilagineux n'est visible chez *L. parvus*. Cette situation est identique à celle qui a été décrite chez les Cyprinidae *Catostomus commersoni*, *Cyprinus carpio*, *Danio rerio*, *Rutilis rutilis* ou encore chez les Clariidae *Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis* (Pashine et Marathe, 1977 ; Elman et Balon, 1980 ; Surlemont et Vandewalle, 1991 ; Cubbage et Mabee, 1996 ; Vandewalle *et al*., 1997 ; Rasoamananjara, 2004). Cependant, le développement du chondocrâne peut avoir bien commencé avant l'éclosion comme c'est le cas chez *Salmo trutta* (De Beer, 1937), ou être partiellement présent déjà à l'éclosion comme chez le cyprin *Barbus barbus* (Van-

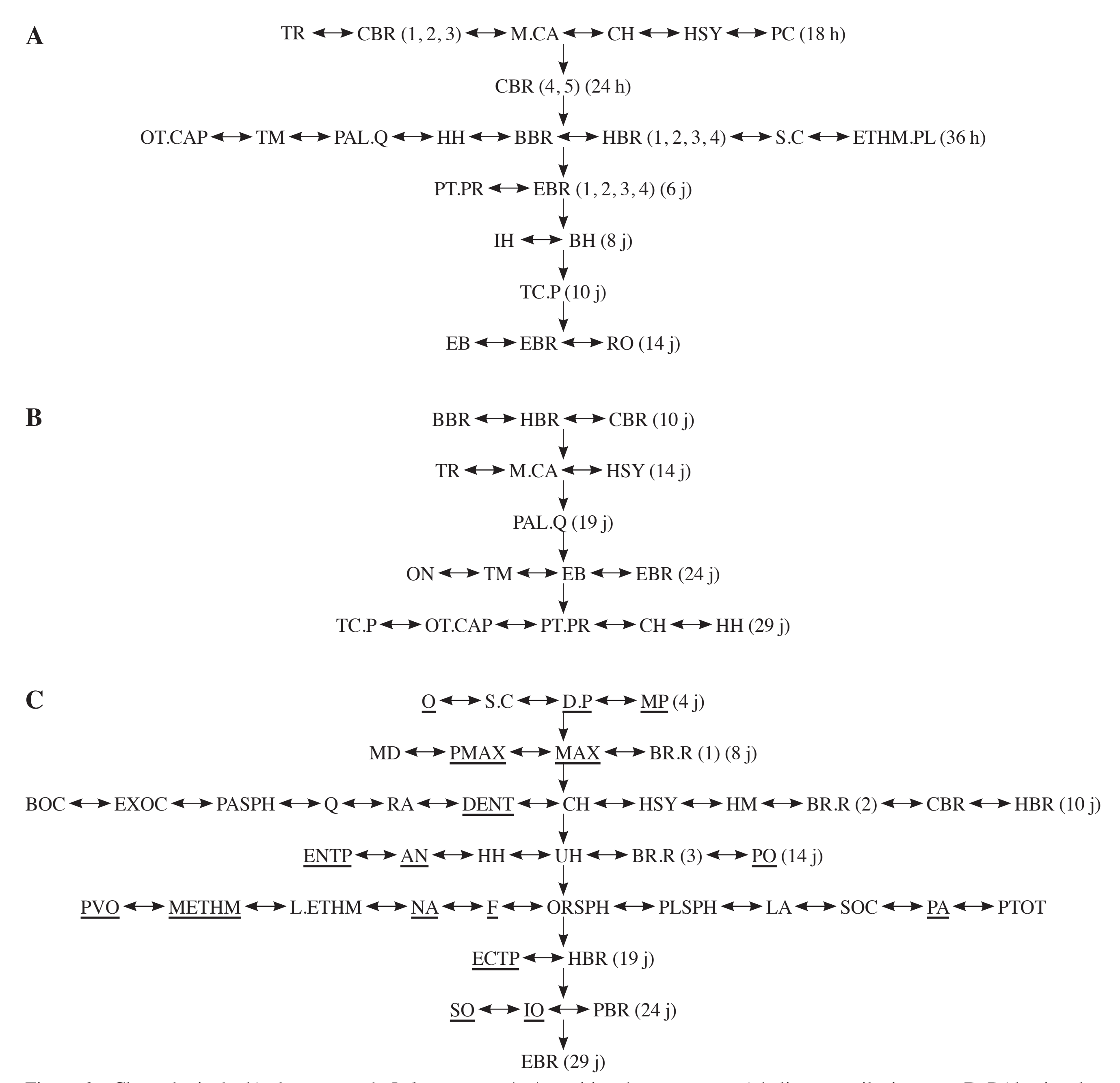


Figure 6. - Chronologie du développement de *Labeo parvus*. **A**: Apparition des structures céphaliques cartilagineuses ; **B**: Réduction des structures céphaliques cartilagineuses ; **C**: Apparition des structures osseuses. Le développement des structures n'est pas pris en compte dans cette représentation. Les os dermiques sont soulignés d'un trait. Les os sans marques sont des os profonds (= os endochondraux). Les flèches indiquent que les structures apparaissent ou régressent avant ou simultanément. Par exemple, le processus ptérygoïdien (PT.PR) (Fig. 6A) et les épibranchiaux 1, 2, 3 et 4 (EBR) apparaissent simultanément ou avant l'interhyal (IH) et le basihyal (BH). [*Chronology of the development of* Labeo parvus. ***A****: Appearance of the cartilaginous cephalic structures;* ***B****: Reduction of the cartilaginous cephalic structures;* ***C****: Appearance of the bony structures. The development of the structures is not taken into account in this representation. The dermic bones are underlined by a line. Bones without marks are deep bones (= endochondral bones). The arrows indicate that the structures appear or regress before or simultaneously. For instance, the pterygoid process (PT.PR) (Fig. 6A) and epibranchials 1, 2, 3 and 4 (EBR) appear simultaneously or before the interhyal (IH) and the basihyal (BH).*]

dewalle *et al*., 1992). Dans les conditions de notre élevage, *L. parvus* montre déjà beaucoup d'éléments du chondocrâne à 18 h, soit 28 h après la fécondation. Chez *D. rerio*, les premiers éléments du chondocrâne apparaissent entre 24 et 48 h après éclosion (Cubbage et Mabee, 1996). Cependant, la mise en place des structures chez *L. parvus* n'est pas pour

autant rapide (exception faite des espèces qui présentent des structures à l'éclosion) car chez *Brycon moorei* (Characidae), à 7 h soit 22 h après la fécondation, beaucoup d'éléments du chondocrâne sont déjà visibles (Vandewalle *et al*., 2005).

À 18 h après éclosion, les deux trabécules sont bien visibles et restent éloignés mais se rejoignent en avant du crâne au niveau de la plaque ethmoïdienne. *L. parvus* a donc un crâne du type platytrabique déjà retrouvé chez *B. barbus* (Vandewalle *et al*., 1992). Chez d'autres espèces, les barres trabéculaires se soudent en une *trabecula communis* : c'est la caractéristique du crâne tropitrabique. Le crâne de *C. carpio* et *R. rutilis* présente une *trabecula communis* et est donc du type tropitrabique (Daget, 1964 ; Rasoamananjara, 2004). À 18 h après éclosion, le plancher de la capsule otique est présent chez *L. parvus* alors que la plaque ethmoïdienne n'est pas encore en place. Aucun Cyprinidae ne présente une telle situation mais elle se retrouve chez *B. moorei,* espèce très éloignée de *L. parvus*. Les premières structures qui apparaissent chez *L. parvus* sont les trabécules, les plaques paracordales, les capsules otiques, les cartilages de Meckel, les hyosymplectiques, les cératohyaux et les trois premiers cératobranchiaux. Chez *R. rutilis* et *C. commersoni*, seuls les trabécules indépendants sont formés au premier stade (Daget, 1964 ; Elman et Balon, 1980 ; Vandewalle *et al*., 1992).

Les trois premières paires de cératobranchiaux apparaissent simultanément à 18 h après éclosion chez *L. parvus* (Fig. 6A). La quatrième et la cinquième paire se développent plus tard, à 24 h. Chez *B. barbus*, les quatre premières paires de cératobranchiaux apparaissent au même moment, et seule la cinquième paire se développe plus tard (Vandewalle *et al*., 1992). Chez *R. rutilis* et *C. commersonni*, ce sont les cinq paires de cératobranchiaux qui apparaissent simultanément (Elman et Balon, 1980 ; Vandewalle *et al*., 1992). Chez *Gasterosteus aculeatus*, *H. longifilis* et *S. trutta*, espèces très éloignées phylogénétiquement de *L. parvus*, les cératobranchiaux se développent comme chez *B. barbus* (De Beer, 1937 ; Vandewalle *et al*., 1992 ; Vandewalle *et al*., 1997). Le turbot, *Scophthalmus maximus* développe la même stratégie que *L. parvus* mais les trois paires de cératobranchiaux n'apparaissent qu'au deuxième jour (Wagemans *et al*., 1998). Entre 18 et 36 h, de nombreuses structures sont formées chez *L. parvus*. Cette vitesse de mise en place des structures répond sans doute à la nécessité de prise alimentaire car, entre 24 et 36 h, le sac vitellin est complètement résorbé. Cet aspect sera traité dans le paragraphe réservé aux considérations fonctionnelles. Les *taeniae marginales* et la *lamina orbitonasalis* se rencontrent et fusionnent à 14 j alors que *B. barbus* n'y parvient qu'après 24 j.

Après une période de construction, le chondocrâne de *L. parvus* entre en régression. Chez les téléostéens, la réduction des éléments cartilagineux apparaît au moment ou peu après l'apparition des premières pièces osseuses. Mais la situation est variable d'une espèce à une autre ce qui révèle que la mise en place du squelette osseux profond est variable (De Beer, 1937 ; Vandewalle *et al*., 2005). Dans certains cas, elle se manifeste alors que le chondocrâne est complet (Vandewalle *et al*., 1997), mais dans d'autres il est incomplet (Wagemans *et al*., 1998). Fréquemment, elle débute par une régression des barres trabéculaires (Vandewalle *et al*., 1992). Chez *L. parvus*, ce sont les cératobranchiaux, les hypobranchiaux et le basibranchial qui se réduisent les premiers à 10 j alors que le chondocrâne n'est pas encore complet. Chez *H. longifilis*, les premiers signes de réduction apparaissent lorsque le chondocrâne est complet : les cératobranchiaux et la barre hyoïdienne sont les premiers à être affectés (Vandewalle *et al*., 1997). Chez la carpe *C. carpio*, les premiers signes de réduction apparaissent vers 6 j soit à 8,6 mm LT environ (Rasoamananjara, 2004). Chez le barbeau (*B. barbus*), elle débute à 24 j, c'est-à-dire à 15,5 mm LT et chez le gardon (*R. rutilus*), c'est entre 12 et 18 mm LT. À 14 j, la réduction continue et atteint les barres trabéculaires, le cartilage de Meckel et l'hyosymplectique. La réduction de la barre trabéculaire débute dans la partie médiane et gagne très tôt la partie postérieure. Une situation similaire est observée chez *B. barbus* et *Dicentrarchus labrax* (Vandewalle *et al*., 1992 ; Gluckmann *et al*., 1999). Cette régression des trabécules débute après l'ossification du parasphénoïde. C'est une situation habituelle chez les téléostéens. La vitesse de régression est très rapide et spectaculaire chez *L. parvus*. En effet, entre 10 et 29 j, toutes les structures cartilagineuses vont régresser sans interruption. Habituellement, la réduction est lente et progressive le temps que les réductions déjà réalisées soient remplacées par des structures osseuses calcifiées pour ne pas fragiliser la tête. Cependant, cette vitesse de régression ne pose aucun problème dans la rigidité de la tête de *L. parvus* dans la mesure où toutes les structures osseuses importantes vont se mettre en place entre 10 et 29 j. À 29 j, les *taeniae marginales* se réduisent et ceci après la mise en place des frontaux. C'est ce qui est souvent observé chez les téléostéens (Vandewalle *et al*., 1992 , 1995, 1999).

Chez *L. parvus*, aucune structure osseuse n'est visible à l'éclosion. Cette situation existe chez *C. carpio*, *S. maximus* et *D. labrax* (Pashine et Marathe, 1977 ; Wagemans *et al*., 1998 ; Gluckmann *et al*., 1999 ; Rasoamananjara, 2004). Les premiers os qui sont apparus à 4 j chez l'alevin de 4,8 mm LT sont les mâchoires pharyngiennes, l'operculaire et la ceinture scapulaire (Fig. 6). Chez *Onchorynchus mykiss* et *C. gariepinus* la première structure ossifiée est l'operculaire (Verraes, 1977 ; Surlemont et Vandewalle, 1991). Chez *Galeichtys felis* c'est un petit dentosphénial qui est présent à 8 mm LT (Bamford, 1948) et chez *R. rutilus* ce sont les cinq cératobranchiaux (Hubendick, 1942 ; Surlemont et Vandewalle, 1991). Chez *B. barbus* et *C. carpio*, le nombre d'os qui apparaissent au même moment est beaucoup plus élevé. L'operculaire, le dentaire, le maxillaire, les rayons branchiostèges, l'angulaire et le rétroarticulaire apparaissent

simultanément à 8 j chez *B. barbus* (Vandewalle *et al.*, 1992) et chez *C. carpio,* à 3 j, ce sont la mandibule, les maxillaires, les prémaxillaires, les operculaires, l'hyomandibulaire, les carrés, le basioccipital et les cleithra qui sont formés simultanément (Rasoamananjara, 2004).

À 8 j, la mandibule, les prémaxillaires, les maxillaires et une paire de rayons branchiostèges complètent les mâchoires pharyngiennes, l'operculaire et la ceinture scapulaire. Les premières ossifications chez *L. parvus* sont donc des ossifications dermiques (Fig. 6C). Ces os qui viennent compléter le squelette cartilagineux sont nécessaires à la prise de nourriture exogène. À 10 j, le basioccipital et le parasphénoïde qui forment le plancher de la boîte crânienne apparaissent. Ce sont des os qui séparent la cavité buccale de la boîte crânienne et qui empêchent tout impact de prise de nourriture exogène sur la base du cerveau. Le moment d'apparition de ces os varie selon l'âge et la taille de l'espèce mais il se produit fonctionnellement toujours au début de la prise de nourriture exogène. Chez *C. carpio*, le prévomer apparaît en même temps que le parasphénoïde (Dornesco et Soresco, 1971). Ce premier os n'est visible chez *L. parvus* qu'à 9 j après l'apparition du parasphénoïde. À 14 j, la plupart des éléments du splanchnocrâne sont présents chez *L. parvus*. Le splanchnocrâne de *L. parvus* se développe donc plus vite que le neurocrâne. C'est un phénomène habituel chez les téléostéens (De Beer, 1937). L'état de développement du splanchnocrâne de l'alevin de 14 j (8,3 mm LT) est presque identique à celui de *B. barbus* à 20 j après éclosion (Vandewalle *et al.*, 1992). La suite du développement osseux du squelette crânien est très variable chez les téléostéens (De Beer, 1937 ; Surlemont et Vandewalle, 1991).

Considérations fonctionnelles

La mise en place du squelette crânien des téléostéens, malgré ses variations, doit, dans chaque cas, répondre aux nécessités liées à la survie des larves (Wagemans *et al.*, 1998 ; Gluckmann *et al.*, 1999). À l'éclosion, la survie des larves est sous la dépendance de deux fonctions céphaliques essentielles : la respiration et l'alimentation. Chez *L. parvus* comme chez beaucoup d'autres téléostéens, la respiration à l'éclosion serait cutanée et le sac vitellin pourrait jouer un rôle important dans l'accomplissement de cette fonction. L'alimentation est endogène et les réserves vitellines y jouent un rôle important. Les deux fonctions étant assurées, la présence d'une structure squelettique n'est pas importante (Gluckmann *et al.*, 1999). Au fur et à mesure que le sac vitellin se réduit, le système branchial doit se mettre en place. Les quatre premiers cératobranchiaux porteurs des filaments respiratoires chez l'adulte sont alors nécessaires (Adriaens et Verraes, 1997). A 18 h, on observe une réduction considérable du sac vitellin (Tab. I) et dans le même temps, la construction du système branchial débute avec l'apparition des trois premiers cératobranchiaux. À 24 h, les quatrièmes et les cinquièmes cératobranchiaux sont formés. L'apparition des cinquièmes cératobranchiaux qui n'ont aucune fonction respiratoire mais qui participent à la prise de nourriture exogène se justifie puisque c'est à cette date que les réserves vitellines sont épuisées. La résorption totale du sac vitellin oblige la larve à passer d'une alimentation endogène à une alimentation exogène. La cavité buccale doit alors être bien délimitée sans conséquence préjudiciable pour d'autres parties de la tête comme le cerveau (Adriaens et Verraes, 1998). Dans la plupart des cas, la boîte crânienne cartilagineuse n'est, en général, pas encore fermée ventralement mais selon Adriaens et Verraes (1998), la présence des os parasphénoïde et du basioccipital la complète et la rigidifie, limitant dorsalement la cavité buccale. Chez *L. parvus*, lors de la résorption du sac vitellin, la cavité buccale n'est pas complète : les mâchoires pharyngiennes et les dents associées ne sont pas en place ; le parasphénoïde et le basioccipital ne sont pas formés. Si une fonction de prise de nourriture existe au cours de cette période, elle serait assurée par la cavité buccale qui agirait comme une pompe aspirante. C'est d'ailleurs le système économique de prise de nourriture largement répandu chez les téléostéens (Van Leeuwen, 1983). Person-Le-Ruyet *et al.* (1989) proposent dans ces conditions l'utilisation des proies vivantes (rotifères et nauplii d'*Artemia*) dans l'alimentation des larves en captivité. C'est le cas dans cette étude, puisque l'alimentation de *L. parvus* avec tout autre aliment autre que les proies vivantes au démarrage était préjudiciable pour la survie des larves. Lorsque le sac vitellin disparaît, la respiration cutanée est sans doute réduite et la respiration en milieu aquatique impose la création d'un courant d'eau d'avant en arrière (Ballintijn, 1969 ; Osse, 1969 ; Vandewalle et Chardon, 1981 ; Wagemans *et al.*, 1998 ; Vandewalle *et al.*, 2005). Ceci est possible chez *L. parvus* à 96 h soit à 4,8 mm LT car cette larve possède déjà un suspensorium articulé au neurocrâne, une barre hyoïdienne suspendue à l'hyosymplectique et surtout un petit opercule. Cette forte vitesse de développement des structures est en relation avec les conditions difficiles du milieu de ponte : zone inondée pauvre en oxygène, pas de garde parentale et l'autonomie de la nouvelle larve pour s'adapter à sa nouvelle vie. Entre 4 et 8 j, les mâchoires pharyngiennes et les dents se sont développées. La larve est désormais équipée pour assurer le traitement de la nourriture. A partir de ce moment, la présence du parasphénoïde et du basioccipital est nécessaire pour former le plancher de la boîte crânienne et empêcher tout impact de prise de nourriture exogène sur la base du cerveau (Vandewalle *et al.*, 1992). Ces deux os vont se mettre en place à 10 j. Cette succession de mise en place des os permet de conclure que l'alimentation des larves de *L. parvus* avec des aliments granulés ne peut débuter qu'à 10 j après éclosion soit 9 j après la résorption du sac vitellin.

CONCLUSION

La présente étude est une contribution à la domestication de *L. parvus*. Nous avons d'abord examiné la morphologie externe, ensuite le squelette et enfin établi une relation entre le moment d'apparition des différentes structures inventoriées et les changements morphologiques externes constatés. Nos résultats montrent que *L. parvus* est très peu développé à l'éclosion. La mise en place du squelette cartilagineux céphalique débute à 18h au moment de l'ouverture de la bouche. La construction évolue très rapidement entre 18 et 36 h quand les réserves vitellines s'épuisent. La période allant de 36 h à 4 j est utilisée pour le développement des structures squelettiques. Une fois les différentes structures en place, des os dermiques apparaissent à 4 j, rigidifiant la tête et permettant à la larve de faire face aux contraintes environnementales. La nécessité de créer un courant d'eau d'avant en arrière est probablement la contrainte majeure à cette date vu l'apparition de l'os operculaire. La larve développe très tôt (à 4 j) des structures importantes dans le traitement de la nourriture, comme les dents et les mâchoires pharyngiennes, ce qui permet d'assurer sans problème la transition proie vivante-aliment exogène. La construction du squelette osseux céphalique est très rapide. À 19 j, *L. parvus* possède déjà la plupart des os inventoriés chez les téléostéens.

Remerciements. - Nous exprimons notre gratitude à Bruno Frédérich, Eric Parmentier et Grégory Fabri, du Laboratoire de morphologie fonctionnelle et évolutive de l'Université de Liège, pour la photographie et les précieuses informations qu'ils nous ont fournies. Nous remercions Émile N'Tcha, du Laboratoire d'hydrobiologie et d'aquaculture de l'Université d'Abomey-Calavi, pour son aide lors des prélèvements des échantillons et Emmanuel Vreven du Musée royal de l'Afrique centrale (Tervuren-Belgique) pour la lecture de l'abstract. Nous remercions également les lecteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs.

RÉFÉRENCES

ADRIAENS D. & VERRAES W., 1997. - The ontogeny of the chondocranium in *Clarias gariepinus* trend in siluroids. *J. Fish Biol.*, 50: 1227-1257.

ADRIAENS D. & VERRAES W., 1998. - Ontogeny of the osteocranium in the African Catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): ossification sequence as a response to functional demands. *J. Morphol.,* 235: 183-237.

BALLINTIJN C.M., 1969. - Functional anatomy and movements co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol.*, 50: 547-567.

BAMFORD T.W., 1948. - Cranial development of the *Galeichthys felis*. *Proc. Zool. Soc. Lond.,* 118: 364-391.

CUBBAGE C. C. & MABEE P. M., 1996. - Development of the cranium and paired fins in the Zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). *J. Morphol.,* 229 : 121-160.

DAGET J., 1964. - Le crâne des téléostéens. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Sér. A, Zool., 31(2): 167-340.

DE BEER G.R., 1937. - The Development of the Vertebrate Skull. 550 p. Oxford: Clarendon Press.

DORNESCO G.T. & SORESCO C., 1971. - Développement de quelques os du neurocrâne chez *Cyprinus carpio* L. *Anat. Anz.*, 128: 16-38.

ELMAN J.F. & BALON E.K., 1980. - Early ontogeny of white sucker *Catostomus commersonii*, with steps of salutatory development. *Environ. Biol. Fish.*, 5: 191-224.

FRASER M.R., ANDERSON T.A. & DE NYS R., 2004. - Ontogenic development of the spine and spinal deformities in larval barramundi (*Lates calcarifer*) culture. *Aquaculture*, 242: 697-711.

GLUCKMANN I., HURIAUX F., FOCANT B. & VANDEWALLE P., 1999. - Postembrionic development of the cephalic skeleton in *Dicentrachus labrax* (Pisces, Perciformes, Serranidae). *Bull. Mar. Sci.*, 65: 11-36.

HUBENDICK B., 1942. - Zur Kenntnis der Entwicklung des Primordialcraniums bei *Leuciscus rutilus*. *Ark. Zool.*, 34A: 1-35.

JOLLIE M., 1984. - Development of the head skeleton and pectoral girdle of salmons, with a note on the scales. *Can. J. Zool.*, 62: 1757-1778.

KACEM A., MEUNIER F. J., AUBIN J. & HAFFRAY P., 2004. - Caractérisation histo-morphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation. *Cybium,* 28: 15-23.

MONTCHOWUI E., 2009. - Étude de la biologie de reproduction et de la multiplication artificielle d'une espèce de poisson cyprinidae du bassin d'un fleuve Ouémé : *Labeo parvus* Boulenger, 1902, Bénin. Thèse de doctorat, 151 p. Univ. de Liège, Liège, Belgique.

MONTCHOWUI E., LALEYE P., PHILIPPART J.C. & PONCIN P., 2007. - Biologie de la reproduction de *Labeo parvus* Boulenger, 1902 (Cypriniformes : Cyprinidae) dans le bassin du fleuve de l'Ouémé au Bénin (Afrique de l'Ouest). *Cah. Ethol.*, 22: 61-80.

MONTCHOWUI E., LALEYE P., PHILIPPART J.C. & PONCIN P., 2008a. - Hormonal induction of ovulation in the African carp: *Labeo parvus* Boulenger, 1902 (Pisces: Cyprinidae). First results. *In*: Book Abstracts, Fourth Int. Conf. of the Pan African Fish and Fisheries Association. African Fish and Fisheries: Diversity and Utilization. Addis Ababa, Ethiopian, September 2008.

MONTCHOWUI E., LALEYE P., PHILIPPART J.C. & PONCIN P., 2008b. - A first experiment of rearing larvae of the African carp, *Labeo parvus* Boulenger, 1902 (Pisces: Cyprinidae) under nursery conditions. *In*: Book Abstracts, 32nd Annual Larval Fish Conference, Kiel-Germany, August 2008.

MONTCHOWUI E., LALEYE P., MOREAU J., PHILIPPART J.C. & PONCIN P., 2009. -Population parameters of African carp: *Labeo parvus* Boulenger, 1902 (Pisces: Cyprinidae) in the Ouémé River in Bénin (West Africa). *North-West. J. Zool.,* 5: 26-33.

MONTCHOWUI E., LALÈYÈ P., PHILIPPART J.C. & PONCIN P., 2011. - Reproductive Behaviour in Captive African carp, *Labeo parvus* Boulenger, 1902 (Pisces: Cyprinidae). *J. Fish. Int.,* 6: 6-12.

OSSE J.W.M., 1969. - Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis*): an electromyographic study. *Neth. J. Zool.*, 19: 289-392.

PASHINE R.G. & MARATHE V.B., 1977. - The development of the chondocranium of *Cyprinus carpio* Linn. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad. (B Biol. Sci.)*, 85: 351-363.

PAUGY D., LÉVÊQUE C. & TEUGELS G.G., 2003. - Faune des Poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome 1, 457 p. Paris: IRD & MNHN ; Tervuren: MRAC.

PERSON-LE-RUYET J., LAHAYE J., DENIEL C., METAILLER R., DEVAUCHELLE N., MENU B., NOEL T. & BAUDIN-LAURENCIN F., 1989. - L'élevage des poissons plats : sole, turbot. *Aquaculture,* 2: 721-775.

RASOAMANANJARA H., 2004. - Impact du jeûne sur le développement du crâne et du squelette axial chez *Cyprinus carpio* (Teleostei, Cyprinidae). Travail de fin d'études, DES en Aquaculture. Univ. de Liège, Univ. Notre-Dame de la Paix de Namur, Belgique.

SURLEMONT C. & VANDEWALLE P., 1991. - Développement postembryonnaire du squelette et de la musculature de la tête de *Clarias gariepinus* (Pisces, Siluriformes) depuis l'éclosion jusqu'à 6,8 mm. *Can. J. Zool.*, 69: 1094-1103.

TAYLOR W.R. & VAN DYKE G.C., 1985. - Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium,* 9(2): 107-121.

VANDEWALLE P. & CHARDON M., 1981. - Réflexions sur les rapports entre forme, structure et fonction chez des poissons de la famille des Cyprinidae. *Cybium,* 5(1): 67-70.

VANDEWALLE P., FOCANT B., HURIAUX F. & CHARDON M., 1992. - Early development of the cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae). *J. Fish Biol.*, 41: 43-62.

VANDEWALLE P., LALEYE P. & FOCANT B., 1995. - Early development of the cephalic bony elements in *Chrysichtys auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1980) (Pisces, Siluriformes, Claroteidae). *Belg. J. Zool.*, 125: 329-347.

VANDEWALLE P., GLUCKMANN I., BARAS E., HURIAUX F. & FOCANT B., 1997. -Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. *J. Fish Biol.*, 50: 227-253.

VANDEWALLE P., GLUCKMANN I. & WAGEMANS F. 1998 - A critical assessment of the alcian blue/alizarin double staining in fish larvae and fry. *Belg. J. Zool.*, 128: 93-95.

VANDEWALLE P., CHIKOU A., LALÈYÈ P., PARMENTIER E., HURIAUX F. & FOCANT B., 1999. - Early development of the chondocranium in *Chrysichthys auratus*. *J. Fish Biol.*, 55: 795-808.

VANDEWALLE P., GERMEAU G., BESANCENET P., PARMENTIER E. & BARAS E., 2005. - Early development of head skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, Characidae). *J. Fish Biol.*, 66: 996-1024.

VAN LEEUWEN J.M.L., 1983. - Optimum prey capture techniques in fish. Thèse de Ph.D., Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.

VERHAEGEN Y., ADRIAENS D., DE WOLF T., DHERT P. & SORGELOOS P., 2007. -Deformities in larval gilthead sea bream (*Sparus aurata*): a qualitative and quantitative analysis using geometric morphometrics. *Aquaculture,* 268: 156-168.

VERRAES W., 1977. - Postembryonic ontogeny and functional anatomy of ligamentum mandibulo-hyoideum and the ligamentum interoperculo-mandibulare, with notes on the opercular bone and some other cranial elements in *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). *J. Morphol.*, 151: 111-119.

WAGEMANS F., FOCANT B. & VANDEWALLE P., 1998. - Early development of the cephalic skeleton in the turbot. *J. Fish Biol.*, 52: 166-204.

Reçu le 9 mai 2011.
Accepté pour publication le 10 février 2012.